云 南 植 物 研 究 2007, 29 (2): 201～206
Acta Botanica Yunnanica

茂兰喀斯特森林林隙植被恢复的物种组成及生活型特征*

龙翠玲
(贵州师范大学地理与生物科学学院, 贵州 贵阳 550001)

摘要: 以贵州茂兰国家级自然保护区喀斯特森林为研究对象, 以群落调查为基础, 研究了林隙植被发育过程中物种组成、种间关系及生活型的动态变化规律。结果表明: 在林隙发育的 10 年至 30 年时, 林隙植物的科、属、种组成逐渐增加, 至 40 年时有所下降, 科和属组成与非林隙林分基本持平, 但物种数继续增加。表征在林隙的恢复过程中, 来自不同分类群的物种增加, 群落组成更加复杂化和多样化。科、属、种三个等级均表现为林隙发育年龄越相近, 相似性系数越大, 林隙年龄相差越大时, 物种组成的相似性越小, 体现了林隙植被恢复的连续性。随林隙年龄的增大, 高位芽植物和藤本植物逐渐增多, 而地面芽和一年生植物则有减少的趋势, 地上芽和地下芽植物随林隙的发育变化规律不明显。随林隙的发育, 群落结构趋于稳定, 生态功能增强。

关键词: 喀斯特森林; 林隙动态; 物种组成; 生活型
中图分类号: Q 948 **文献标识码**: A **文章编号**: 0253 - 2700 (2007) 02 - 201 - 06

Species Composition and Life Form Feature of Vegetation Restoration in Gaps of Karst Forest in Maolan Nature Reserve, Guizhou Province*

LONG Cui-Ling
(*School of Geography and Life Science, Guizhou Normal University*, Guiyang 550001, China)

Abstract: Based on the investigation on gaps and non-gap stands of the Karst forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province, the changeable regular pattern of species composition, relationship of species and life form feature during gaps development were analyzed. The results showed that family, genera and species of plant in gaps increased gradually from 10 to 30 years and decreased after 40 years. The composition of family and genera in 40 years was equilibrated to those in non-gap stands, but species number increased continuously. It indicated that species diversity increased and community composition structure became complicated and diversified with gap development. Similarity analysis of family, genera and species showed that the dynamic changes of vegetation in gaps were somewhat continuous and gradual, the similarities between the neighboring stages were greater than those between non-neighboring stages during gaps development. With gaps development, the percentage of phanerophytes and epiphytic plants increased, hemicryptophytes and therophytes decreased correspondingly, but the percentage of chamaephytes and cryptophytes did not change much. With gaps development, community structure became stable and ecological function was enhanced.

Key words: Karst forest; Gap dynamic; Species composition; Life form

喀斯特森林生态环境特殊, 蕴藏着丰富的生物多样性, 群落结构动态及维持机制的研究是喀斯特森林生态研究的重要内容之一。从林隙更新的角度探讨群落结构动态及维持机制日益成为国

* 基金项目: 贵州省教育厅自然科学基金 (黔教科 2001028); 贵州师范大学博士基金资助
收稿日期: 2006 - 08 - 21, 2006 - 12 - 05 接受发表
作者简介: 龙翠玲 (1973 -) 女, 博士, 主要从事植被生态学及生物多样性保护的研究。E-mail: longcuiling898@163.com; Tel: 13595078295

内外生态学研究的热点（Arnaga，1988；Whitemore，1989；Lertzman，1992；王周平等，2001；熊小刚等，2002；何永涛等，2003；申国珍等，2004；达良俊等，2004）。喀斯特森林是我国南方地区广为分布的植被类型，由于人类的破坏，大面积的喀斯特植被处于退化状态。因此，对喀斯特植被更新规律的研究具有重要的现实意义。有关喀斯特森林的植被类型、群落学特点、更新等方面有了一些研究工作（朱守谦，1993；刘济明，2000；龙翠玲等，2005），但有关喀斯特森林林隙更新规律、群落结构动态及维持机制等还知之甚少。迄今为止，关于林隙更新的研究已较为充分（李旭光等，1997；吴刚，1998；臧润国等，1999；谢宗强，1999；刘庆和吴彦，2002；朱小龙和李振基，2002；罗大庆等，2002），但林隙植物发育过程中植物区系组成及种间关系随林隙发育的动态变化等还很少见报道。本文研究了茂兰喀斯特森林林隙植被发育过程中物种组成、种间关系及生活型的动态变化规律，为喀斯特森林群落结构动态及维持机制的研究提供理论基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区概况

研究地位于贵州省南部黔、桂交界处的茂兰国家级自然保护区（25°09′～25°20′N，107°52′～108°05′E），区内为典型的喀斯特峰丛地貌，最高海拔 1 078.6 m，最低 430 m，平均在 800 m 以上。成土母岩以中下石炭纪白云岩及石灰岩为主。当地年均温 15.3℃，7 月均温 26.4℃，1 月均温 8.3℃，≥10℃积温 5 727.9℃，年均降雨量 1 320.5 mm。全年平均相对湿度 83%。土壤以黑色石灰土为主，土层浅薄，地面岩石裸露，pH 7.5～8.0，有机质和全氮含量丰富。

研究样地设在茂兰喀斯特森林自然保护区核心区顶极常绿落叶阔叶林内，样地海拔 750 m。主要植被以耐旱、喜钙类型为主，林分郁闭度 0.95。群落上层落叶阔叶树有圆果化香（*Platycarya longipes*）、翅荚香槐（*Cladrastis platycarpa*）、小叶栾树（*Koelreuteria minor*）、荔波鹅耳枥（*Carpinus lipoensis*）、光叶榉（*Zelkova serrata*）等。常绿阔叶树有青冈（*Quercus glauca*）、椤木石楠（*Photinia davidsoniae*）、狭叶润楠（*Machilus rehderi*）等。下层乔木以常绿阔叶树为主，如香叶树（*Lindera communis*）、杨梅叶蚊母树（*Distylium myricoides*）、角叶槭（*Acer sycopseoides*）。灌木层主要有湖北十大功劳（*Mahonia confusa*）、南天竹（*Nandina domestica*）、球核荚蒾（*Viburnum propinquum*）、贵州悬竹（*Ampelocalamus calcareus*）、黔竹（*Dendrocalamus tsiangii*）等。草本地被层有庐山楼梯草（*Elatostema stewardii*）、翠云草（*Selaginella uncinata*）、石苇（*Pyrrosia lingua*）、苔草（*Carex* sp.）、天门冬（*Asparagus cochinchinensis*）、柳叶蕨（*Cyrtogonellum fraxinellum*）等植物。

1.2 研究方法

在茂兰国家级自然保护区核心区选取典型地段设置标准地，面积约为 3.0 hm^2。在样地内寻找林隙。当发现林隙时，辨认林隙形成木的种类，测量其胸径和高度。由于调查时条件的限制，我们以倒木或枯立木腐烂级与附近林区 1974 年择伐时遗留的伐倒木腐烂程度进行对照来大致估测林隙形成木的年龄。对每棵边缘木做树冠投影图，冠空隙的面积大小采用坐标方格求算，扩展林隙大小由周围边缘木组成的多边形求算。分别记载每一林隙的乔木、灌木的种类、个体数、高度、胸径或基径和冠幅。在林隙中随机设置 5 个 1 m×1 m 的小样方调查草本、乔灌幼苗的种类、个体数和盖度等内容，共调查到林隙 60 个（其中 10 年林隙 17 个，扩展林隙总面积约 2 429 m^2，20 年林隙 18 个，扩展林隙总面积约 2 588 m^2，30 年林隙 14 个，扩展林隙总面积约 2 319 m^2，40 年林隙 11 个，扩展林隙总面积约 2 019 m^2）。林隙的调查完毕后，在标准地中随机选设非林隙林分，设 10 m×10 m 的调查样地共 20 个，调查样地中 1.5 m 以上树木的种名、高度和胸径及所有苗木的种名、高度和基径，并在样地中随机设置 5 个 1 m×1 m 的小样方调查草本的种类和盖度。

采用 Jaccard 相似性指数（Whittaker，1972）来计算林隙各阶段植物种的相关关系：

$$C_j = c / (a + b - c)$$

其中，c 为两个年龄阶段林隙共有的物种数，a 为林隙阶段 A 中的物种数，b 为林隙阶段 B 中的物种数。科和属的 Jaccard 相似性指数计算方法与物种相同。

2 结果与分析

2.1 林隙植被发育过程中物种的科属组成

茂兰喀斯特森林起源古老，植物区系极其复杂，且石灰岩特有植物也异常丰富（周政贤，1987）。分类上来自不同科属的植物表示形态特征上的差异，也可能预示着差异多样的生态属性。由表 1 可知，茂兰喀斯特森林林隙的发育过程中共出现 43 科，102 属，158 种植物。其中 10 年林隙有 32 科 51 属 56 种，分别占总林隙的 72.7%，50%和 35.4%。20 年林隙有 40 科 68 属 74 种，分别占总林隙的 90.9%，66.7%和 46.8%。30 年林隙有 37 科 75 属 98 种，分别占总林隙的 84.1%，73.5%和 62.0%。40 年林隙有 31 科 74 属 89 种，

表 1　林隙植被发育系列上群落种类组成的分科结构

Table 1　Family structure of communities in gap developmental series

科名 Family name	林隙发育阶段 (年) Developmental stages of gap (a)														
	10			20			30			40			非林隙 Bon-gap		
	属数 Ng	种数 Ns	优势度 Ds	属数 Ng	种数 Ns	优势度 Ds	属数 Ng	种数 Ns	优势度 Ds	属数 Ng	种数 Ns	优势度 Ds	属数 Ng	种数 Ns	优势度 Ds
壳斗科[1]	1	1	4.94	2	2	11.76	3	5	15.78	4	7	23.09	4	7	26.79
金缕梅科[2]	1	2	3.56	1	2	8.54	2	4	11.98	3	4	18.09	4	5	21.73
柿树科[3]	-	-	-	1	1	0.45	1	2	3.24	1	1	3.45	1	1	4.21
无患子科[4]	-	-	-	2	2	6.54	2	2	3.46	1	1	3.21	2	2	17.44
漆树科[5]	1	1	1.03	2	2	4.34	1	1	2.67	3	3	11.93	3	4	13.78
胡桃科[6]	1	1	0.89	2	2	6.79	4	4	12.66	4	4	13.78	4	4	23.76
榛科[7]	1	1	3.44	1	2	2.31	2	2	4.32	2	3	9.38	2	3	15.94
芸香科[8]	1	1	0.32	1	1	2.41	2	3	9.44	4	4	6.77	4	4	22.01
茶茱萸科[9]	1	1	0.21	1	1	0.58	-	-	-	-	-	-	-	-	-
蝶形花科[10]	-	-	-	1	1	0.42	2	2	1.32	1	1	2.33	1	1	1.68
榆科[11]	2	2	6.33	2	1	3.47	1	1	2.79	3	2	7.48	3	3	14.30
槭树科[12]	1	1	3.21	1	3	4.77	1	4	8.76	1	5	10.46	1	5	10.01
清风藤科[13]	1	1	0.43	1	1	2.13	2	3	2.21	2	2	1.98	2	3	3.29
樟科[14]	2	3	6.44	3	4	8.53	5	6	8.76	6	6	13.65	7	10	24.09
山榄科[15]	1	1	1.99	1	1	2.30	1	1	1.04	1	1	1.09	1	1	2.37
鼠李科[16]	1	1	1.01	2	2	4.76	2	2	4.84	2	2	5.02	2	2	6.73
苏木科[17]	-	-	-	-	-	-	1	1	0.68	1	1	1.01	-	-	-
小檗科[18]	2	2	4.32	2	2	3.68	2	2	1.08	2	2	1.34	2	2	0.58
禾本科[19]	6	7	5.98	6	6	4.44	5	6	3.70	3	3	2.77	3	4	2.10
桑科[20]	2	2	2.54	2	2	3.60	1	1	1.05	-	-	-	-	-	-
大戟科[21]	2	2	5.32	2	3	5.69	3	5	7.99	4	6	10.21	4	7	10.33
荨麻科[22]	2	2	3.58	2	3	3.98	3	3	4.96	3	4	6.43	2	2	3.48
堇菜科[23]	1	1	3.85	1	1	1.40	-	-	-	-	-	-	-	-	-
三白草科[24]	1	1	1.09	1	1	0.68	-	-	-	-	-	-	-	-	-
菝葜科[25]	1	1	2.01	1	1	1.11	1	1	0.57	-	-	-	-	-	-
五加科[26]	2	2	3.27	2	2	3.70	3	3	9.74	3	3	11.03	5	5	19.02
茜草科[27]	2	3	2.36	3	4	5.77	5	8	6.79	5	6	9.40	5	8	9.78
蔷薇科[28]	3	3	6.33	3	4	5.00	4	4	6.51	2	2	2.09	2	3	2.74
木通科[29]	2	2	2.46	2	2	1.03	-	-	-	1	1	0.93	1	1	1.02
黄杨科[30]	-	-	-	-	-	-	1	1	1.02	-	-	-	-	-	-
旌节花科[31]	-	-	-	1	1	0.32	-	-	-	-	-	-	-	-	-
忍冬科[32]	-	-	-	1	1	3.06	1	3	6.44	2	4	9.09	2	4	15.49
山茱萸科[33]	-	-	-	2	2	3.76	2	3	6.51	3	3	13.70	3	3	17.48
山矾科[34]	-	-	-	-	-	-	1	1	1.21	-	-	-	-	-	-
毛茛科[35]	2	2	5.76	2	2	2.08	-	-	-	-	-	-	-	-	-
马鞭草科[36]	2	2	4.33	2	2	5.01	1	1	2.14	-	-	-	-	-	-
海桐花科[37]	-	-	-	1	1	2.98	1	2	5.94	1	2	7.34	1	2	8.43
桃金娘科[38]	-	-	-	-	-	-	1	1	1.58	-	-	-	1	1	5.48
冬青科[39]	-	-	-	1	1	0.69	1	2	1.37	1	1	1.56	1	1	1.44
卫矛科[40]	1	2	3.79	2	3	5.44	2	4	8.76	2	2	8.31	2	5	11.30
胡颓子科[41]	1	1	2.09	1	1	2.95	-	-	-	-	-	-	-	-	-
葡萄科[42]	2	3	4.66	2	4	5.65	2	2	3.06	2	3	4.09	2	2	3.04
楝科[43]	1	1	0.76	1	1	0.87	2	2	2.43	-	-	-	-	-	-
总科数[44]		32			40			37			31			31	
总属数[45]		51			68			75			74			69	
总种数[46]		66			74			98			89			62	

Note: Ng: Number of genera; Ns: Number of species; Ds: Dominance of species; 1. Fagaceae; 2. Hamamelidaceae; 3. Ebenaceae; 4. Sapindeceae; 5. Anacardiaceae; 6. Juglandaceae; 7. Corylaceae; 8. Rutaceae; 9. Leacinaceae; 10. Papilionaceae; 11. Ulmaceae; 12. Aceraceae; 13. Sabiaceae; 14. Lauraceae; 15. Sapotaceae; 16. Rhamnaceae; 17. Caesapiniaceae; 18. Berberidaceae; 19. Gramineae; 20. Moraceae; 21. Euphorbiaceae; 22. Urticaceae; 23. Violaceae; 24. Saururaceae; 25. Smilaceae; 26. Araliaceae; 27. Rubiaceae; 28. Rosaceae; 29. Lardizabalaceae; 30. Buxaceae; 31. Stachyuraceae; 32. Caprifoliaceae; 33. Cornaceae; 34. Symplocaceae; 35. Ranunculaceae; 36. Verbenaceae; 37. Pittosporaceae; 38. Myrtaceae; 39. Aquifoliaceae; 40. Celastraceae; 41. Elacegnaceae; 42. Vitaceae; 43. Meliaceae; 44. Number of families; 45. Number of genera; 46. Number of species

分别占总林隙的 70.5%，72.5%，56.3%。非林隙林分有 31 科 78 属 105 种，分别占总林隙的 70.5%，76.5% 和 66.5%。可见，从 10 年至 30 年时，林隙植物的科、属、种组成逐渐增加，至 40 年时有所下降，科和属组成与非林隙林分基本持平，但物种数继续增加，表征在林隙的恢复过程中，来自不同分类群的物种增加，群落组成更加复杂化和多样化。

2.2 林隙发育各阶段的组成相似性分析

进一步统计林隙植被发育过程中植物科、属、种结构的 Jaccard 相似性系数（表 2）。由表 2 可以看出，科、属、种三个等级均表现为林隙发育年龄越相近，相似性系数越大，林隙年龄相差越大时，物种组成的相似性越小。由表 2 还可知，科、属、种各级水平的平均相似系数分别为 0.70，0.63 和 0.52，表明种级水平的分化较属和科的复杂多样，导致其在林隙恢复过程中重现性低，因而不同年龄的林隙间相似性低。对林隙中所有物种进行统计，有 43 种只出现在 1 个林隙阶段，占全部种数的 42.4%。31 种出现在 2 个林隙阶段，占全部种数的 34.2%。26 种出现在 3 个林隙阶段，占全部种数的 20.3%。在全部林隙阶段均出现的只有 18 种，占全部种数的 3.1%。这些物种多数为常绿的乔木或灌木树种，也有少数落叶树种，如青冈、掌叶木（*Handeliodendron bodinieri*）、黄连木（*Pistacia chinensis*）、圆果化香、齿叶黄皮（*Clausena dunniana*）、十大功劳（*Mahonia fortunei*）、川桂（*Cinnamomum wilsonii*）、南天竹、狭叶润楠等。林隙发育过程中植物种类重现性低，不仅是茂兰喀斯特森林植物区系的复杂性和特有性高的体现，也与喀斯特森林中小生境的多样性高，生境的离散性、随机性、严酷性密切相关。

2.3 林隙植被发育过程中物种生活型结构的变化

采用目前应用最广泛的 Raunkiaer 生活型分类系统，确定各个种的生活型，并建立林隙恢复各阶段的生活型谱（表 3）。由表 3 可知，不同发育阶段林隙的生活型变化较大。常绿高位芽植物物种数随林隙的发育依次为 6、20、32、38，非林隙林分为 44 种。分别占各阶段生活型谱的 22.22%、39.22%、45.07%、46.91% 和 50.57%，落叶高位芽植物物种数随林隙的发育依次为 3、12、21、26，非林隙林分为 26 种。分别占各阶段生活型谱的 11.11%、23.53%、29.58%、32.10% 和 29.89%。可见，随林隙年龄的增大，高位芽植物逐渐增多，地上芽和地下芽植物随林隙的发育变化规律不明显。藤本植物随林隙的发育逐渐增加，而地面芽和一年生植物则有减少的趋势。物种生活型组成上的这种变化，反映了随林隙的发育，群落结构与功能的变化特征，表征群落结构趋于稳定，生态功能增强。随林隙的发育，林隙植物逐渐与周围树木的高度一致，从而实现林隙的填充过程。

表 2 林隙植被发育过程中植物科、属、种的 Jaccard 相似性系数

Table 2 Jaccard similarity index of family, genera and species of gap in developmental stages

组成结构 Composition structure	林隙发育阶段 Developmental stages of gap (a)	林隙发育阶段 Developmental stages of gap (a)				
		10	20	30	40	非林隙 Non-gap
科 Family	10	1	0.89	0.71	0.44	0.38
	20		1	0.85	0.69	0.47
	30			1	0.93	0.77
	40				1	0.91
	非林隙 Non-gap					1
属 Genera	10	1	0.83	0.65	0.39	0.31
	20		1	0.75	0.55	0.44
	30			1	0.82	0.69
	40				1	0.89
	非林隙 Non-gap					1
种 Species	10	1	0.76	0.55	0.24	0.16
	20		1	0.61	0.49	0.13
	30			1	0.79	0.66
	40				1	0.83
	非林隙 Non-gap					1

3 讨论

茂兰喀斯特森林起源古老，植物区系极其复杂，且石灰岩特有植物也异常丰富（周政贤，1987）。随着林隙植被的发育，来自不同科、属的植物种及其在群落中的地位随着林隙年龄的增加而变化。如柿树科、无患子科、蝶形花科、忍冬科、山茱萸科、海桐花科和冬青科植物在林隙 10 年前未出现，10 年后连续出现，且物种优势度有增大的趋势。表明此类植物耐荫性较强，适合于生长在林隙后期郁闭度较大的林分中，此类植物多数为乔木层树种。茶茱萸科、桑科、堇菜科、三百草科、菝葜科、毛茛科、马鞭草科、胡颓子科和楝科植物只在林隙的前期（< 10 年）或

表 3　不同发育阶段林隙植物的生活型谱

Table 3　Life form of plants in different developmental gap stages

生活型 Life form			林隙发育阶段（年）Developmental stages of gap (a)									
			10		20		30		40		非林隙 Bon-gap	
			种数 Species	比例 (%)	种数 Species	比例 (%)	种数 Species	比例 (%)	种数 Species	比例 (%)	种数 Species	比例 (%)
P	E	Ma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		Me	1	3.70	9	17.65	13	18.31	14	17.28	17	19.54
		Mi	3	11.11	6	11.76	10	14.08	13	16.05	14	16.09
		N	2	7.41	5	9.80	9	12.68	11	13.58	13	14.94
		Total	6	22.22	20	39.22	32	45.07	38	46.91	44	50.57
	D	Ma	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		Me	0	0	3	5.88	8	11.27	9	11.11	10	11.49
		Mi	2	7.41	4	7.84	8	11.27	11	13.58	10	11.49
		N	1	3.70	5	9.80	5	7.04	6	7.41	6	6.90
		Total	3	11.11	12	23.53	21	29.58	26	32.10	26	29.89
Ch			1	3.70	3	5.88	2	2.82	4	4.94	2	2.30
H			4	14.81	3	5.88	3	4.23	1	1.23	1	1.15
Cr			2	7.41	1	1.96	0	0	0	0	3	3.45
T			7	25.93	6	11.76	6	8.45	4	4.94	3	3.45
Ep			4	14.81	6	11.76	7	9.86	8	9.88	8	9.20

Note: E．常绿植物 Evergreen plant; D．落叶植物 Deciduous plant; P．高位芽植物 Phanerophyte; Ma．大高位芽植物 Macrophanerophyte (> 30 m); Me．中高位芽植物 Mesophanerophyte (8～30 m); Mi．小高位芽植物 Microphanerophyte (2～8 m); N．矮高位芽植物 Nanophanerophyte (0.25～2 m); Ch．地上芽植物 Chamaephyte; H．地面芽植物 Hemicryptophyte; Cr．地下芽植物 Cryptophyte; T．一年生植物 Therophyte; Ep．藤本植物 Epiphytic plant．

中期（10～30 年）阶段出现，在林隙的后期阶段（> 40 年）或非林隙林分中无个体出现，表明此类植物耐荫性较弱，趋向于生长在林隙早期郁闭度较小的林分中，此类植物多数为草本或灌木种类，也有少数落叶乔木树种。苏木科、黄杨科、旌节花科、山矾科植物只出现在林隙的中期阶段，而前期和后期阶段无个体存在，表明此类物种较适合在中等郁闭的环境中生长，郁闭度较大或较小的环境均不利于其生长发育。相反，木通科植物在林隙中期阶段无个体存在，而在前期和后期阶段有个体分布，表明这类植物在早期种子萌发阶段需要较强的光照条件促进种子萌发，而其成体却需要在荫闭的环境下生存，此类植物多数为林冠中下层的伴生种类或层间植物。其它如壳斗科、金缕梅科、漆树科、胡桃科、榛科、芸香科、榆科、槭树科、樟科、大戟科和五加科等在林隙发育的各阶段均有分布，表明这些种类适合在林隙的各阶段生长发育，对林隙环境的变化反映不敏感。随林隙的发育，这些植物种类的优势度有上升趋势，在非林隙林分中物种优势度也比较突出，表征其在群落中的作用和功能逐渐重要，并成为群落组成的主体和群落功能的主导者。相邻的林隙发育阶段具有相似的种类组成，物种分布的连续性较强，而林隙年龄相差越大的群落中，种类组成差异较大，物种分布的连续性较低。原因为不同类型的物种适应于不同的生境条件，而林隙环境的不断变化如同一个环境筛，对不同类型的物种有选择的作用。年龄相近的林隙环境差异相对较小，对物种的选择作用不明显，而年龄相差较大的林隙环境差异较大，对物种的选择作用也较强。因此，表现出相邻阶段的林隙物种组成相似性较大，而较远阶段的林隙物种组成相似性较小，表征随着林隙的发育，不同性质物种之间也呈现出相互更替的递进序列，体现了林隙循环更新的实质和内涵。

森林中树倒形成林隙后，群落的生物环境与物理环境与周围群落明显不同，林隙植被在外貌结构上也明显有别于周围群落，这是由于其生活型谱构成与周围群落有明显差异所致。在林隙植被的发育过程中，其生活型构成也发生相应的变化。分析林隙不同发育阶段生活型谱的变化，可了解林隙发育过程中植物群落对林隙环境变化的反映、种群对空间的利用以及群落内部种群可能产生的竞争及其发展趋势。研究结果表明（表

3)，茂兰喀斯特森林林隙各阶段均以高位芽植物占优势，其在林隙发育各阶段的生活型谱中所占比例分别为 33.33%、62.75%、74.65%、79.01%和 80.46%。其中以中、小高位芽植物为主，矮高位芽次之，无大高位芽植物，藤本植物丰富。在林隙各阶段的中高位芽植物中，常绿的平均占 72.15%，落叶的平均占 27.85%。在小高位芽植物中，常绿的平均占 57.61%，落叶的平均占 42.39%。在矮高位芽植物中，常绿的平均占 62.82%，落叶的平均占 37.18%。总的来看，在茂兰喀斯特森林中，对群落外貌起决定作用的高位芽植物中，常绿的占 64.19%，落叶的占 35.81%，这是喀斯特生境中形成常绿落叶阔叶混交林外貌的基础，也反映了石灰岩基质对生活型谱的深刻影响。因此，林隙的发育过程，不但是各物种相互替代，实现更新的过程，也是群落结构、功能逐步完善的过程，使其群落性质、外貌特征得以维持。茂兰喀斯特森林生活型随林隙发育的变化过程，阐明了这种森林动态循环的外部表现，而其组成结构随林隙发育的变化特点，阐明了这种森林动态循环的内涵。

致谢 野外调查中得到茂兰保护区管理局的大力支持；地理与生物科学学院 2000 级毕业生韦峥嵘、刘欣、高兰和龙明鼎等参加野外调查。

〔参 考 文 献〕

朱守谦，1993．喀斯特森林生态研究（Ⅰ）[C]．贵阳：贵州科技出版社，1—11

周政贤，1987．茂兰喀斯特森林科学考察集 [C]．贵阳：贵州人民出版社，1—23

Arnaga L, 1988．Gap dynamics of a tropical cloud forest in northeastern Mexico [J]．*Biotropica*, **20** (3): 178—184

Da LJ (达良俊), Yang YC (杨永川), Song YC (宋永昌), 2004．Population structure and regeneration types of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, Eastern China [J]．*Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **28** (3): 376—384

He YT (何永涛), Li GC (李贵才), Cao M (曹敏) *et al*．2003．Regeneration in gaps of the middle-mountain moist evergreen broadleaved forest of Ailao Mountains [J]．*Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **14** (9): 1399—1404

Lertzman KP, 1992．Pattern of gap-phase replacement in subalpine old-growth forest [J]．*Ecology*, **73**: 657—669

Liu JM (刘济明), 2000．The reproductive and regenerative counter measures of the main woody species in Maolan karst forest [J]．*Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **36** (5): 114—122

Liu Q (刘庆), Wu Y (吴彦), 2002．Effects of gap size on regeneration of subalpine coniferous forests in northwest Yunnan [J]．*Chin J Appl Environmental Biol* (应用与环境生物学报), **8** (5): 453—459

Li XG (李旭光), He WM (何维明), Dong M (董鸣), 1997．A preliminary study on gap dynamics of *Gordonia acuminata* population in Jinyun Mountain [J]．*Acta Ecol Sin* (生态学报), **17** (5): 543—548

Long CL (龙翠玲), Yu SX (余世孝), Xiong ZB (熊志斌) *et al*．2005．Species diversity and regeneration in forest gaps of the Karst forest in Maolan National Nature Reserve, Guizhou Province [J]．*Biodiver Sci* (生物多样性), **13** (1): 43—50

Luo DQ (罗大庆), Guo QS (郭泉水), Xue HY (薛会英) *et al*．2002．A research of gap regeneration of virgin fir forest in Mount Sejila in Tibet [J]．*Forest Research* (林业科学研究), **15** (5): 564—569

Shen GZ (申国珍), Li JQ (李俊清), Jiang SW (蒋仕伟), 2004．Structure and dynamics of subalpine forests in giant panda habitat [J]．*Acta Ecol Sin* (生态学报), **24** (6): 1294—1299

Wang ZP (王周平), Li XG (李旭光), Shi XY (石胜友) *et al*．2001．Gap phase tree replacement in a conifer-broadleaved mixed forest in Jinyun Mountain, Chongqing [J]．*Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **25** (4): 399—404

Wu G (吴刚), 1998．Regeneration dynamics of tree species in gaps of Korean pine broad-leaved mixed forest in Changbai Mountains [J]．*Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **9** (5): 449—452

Whitemore TC, 1989．Canopy gaps and the two major groups of forest trees [J]．*Ecology*, **70**: 536—538

Whittaker RH, 1972．Evolution and measurement of species diversity [J]．*Taxon*, **21**: 213—251

Xie ZQ (谢宗强), 1999．Gap regeneration of *Cathaya argyrophylla* forests [J]．*Acta Ecol Sin* (生态学报), **19** (6): 775—779

Xiong XG (熊小刚), Xiong GM (熊高明), Xie ZQ (谢宗强), 2002．The regeneration of tree species in the mixed evergreen-deciduous broad-leaved forests in the Shennongjia Mountains, Hubei Province [J]．*Acta Ecol Sin* (生态学报), **22** (11): 2001—2005

Zang RG (臧润国), Yu SX (余世孝), Liu JY (刘静艳) *et al*．1999．The gap phase regeneration in a tropical mountain rain forest in a Bawangling, Hainan island [J]．*Acta Ecol Sin* (生态学报), **19** (2): 151—158

Zhu XL (朱小龙), Li ZJ (李振基), 2002．Study on the influence of gap on the regeneration of seedlings in southern subtropical rainforest in Hexi, Nanjing, China [J]．*J Xiamen Univ* (Natural Science) (夏门大学学报 (自然科学版)), **41** (5): 589—595